ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 27, 6, 1993

УДК 576.895.421 : 612.017.1

© 1993

ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ И ИХ ХОЗЯЕВ В РАЗВИТИИ ПРОТИВОКЛЕЩЕВОГО ИММУНИТЕТА

Ю. С. Балашов

Личинок *Ixodes persulcatus, Dermacentor marginatus* и *Hyalomma asiaticum* кормили непрерывно или с интервалами в 20 сут на естественных хозяевах и лабораторных животных. При непрерывном питании клещей на протяжении 40 сут уровень противоклещевого иммунитета был низким или он вообще отсутствовал. При прерывистом кормлении партий клещей при 2-м, 3-м кормлениях значительная часть клещей гибла до окончания питания, а напитавшиеся особи обладали меньшим весом тела и пониженной жизнеспособностью. Уровень противоклещевого иммунитета при этом определялся видовой принадлежностью хозяев и клещей, а также количеством питающихся личинок.

Многие виды иксодид обладают широким кругом хозяев, значение которых в прокормлении этих клещей неоднозначно. Наряду с немногими видами главных или основных хозяев существует значительно большее количество дополнительных и случайных. При этом в разных частях ареала, а иногда и в разные годы роль главных хозяев могут выполнять разные виды млекопитающих, птиц и даже рептилий (Балашов, 1989).

Причины видовой специфичности в выборе хозяев исследованы недостаточно. Наряду с экологическими такими факторами, как численность тех или иных видов потенциальных прокормителей на единицу площади, возможности их контакта с клещами в пространстве и времени, воздействия не связанных с хозяевами факторов окружающей среды, первостепенное значение имеют морфологические, физиологические и биохимические особенности организма хозяина. Для нескольких видов поликсенных иксодид обнаружена разная эффективность питания на разных видах их естественных хозяев и лабораторных животных (Koch, Hair, 1975; Лебедева, 1981; Лебедева, Платова, 1984; Davidar e. a., 1989; Fielden e. a., 1992). Решающую роль в подобных различиях, по-видимому, играет разный уровень приобретенной противоклещевой устойчивости. При питании клещей у хозяев развивается комплекс защитных иммунных реакций, препятствующих нормальному питанию новых партий этих паразитов. Оказалось, что у разных хозяев уровень противоклещевого иммунитета может быть различен. В частности, у лабораторных животных (кролики, морские свинки, белые мыши) уровень иммунных реакций в большинстве случаев был выше, чем у диких животных — естественных хозяев клещей (Trager, 1939; Randolph, 1979; Allen, 1989; Galbe, Oliver, 1992), но в других исследованиях подобная закономерность не получила подтверждения (Никитина, Аристова, 1964; Лабецкая, 1990). Большое влияние на развитие противоклещевого иммунитета оказывает количество одновременно питающихся клещей и время между повторными кормлениями (Лабецкая, 1990).

В связи с противоречивостью данных о развитии противоклещевого иммунитета у разных видов хозяев против разных видов клещей мы проанализировали результаты наших неопубликованных материалов по успешности питания личинок *Ixodes persulcatus, Hyalomma asiaticum* и *Dermacentor marginatus* на лабораторных и диких животных в условиях непрерывной посадки на хозяев небольших партий паразитов или их повторных кормлений с интервалами в 20 сут.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во всех опытах использовали голодных личинок из лабораторных культур с высоким уровнем агрессивности. При содержании яйцекладок и вылупившихся из них личинок при 22—24° подобное состояние наступало у *I. persulcatus* через 1—2 мес. после вылупления, у *H. asiaticum* — через 1 мес. и у *D. marginatus* — через 3—5 сут. В эти сроки большая часть личинок поднималась вверх по стенкам пробирки на марлево-ватную пробку. Они становились высокоподвижными и быстро и в высоком проценте прикреплялись к интактным белым мышам, взятым в качестве контроля. Обладающих высокой долговечностью личинок *I. persulcatus* и *H. asiaticum* мы использовали в опытах на протяжении 2—3 мес. после активации, а эфемерных личинок *D. marginatus* — не более 1 мес.

Во всех опытах клещей свободно высыпали на тело хозяев без применения воротничков и других приспособлений, ограничивающих реакции самообороны и механического самоочищения, так что процент напитавшихся и отпавших клещей был значительно ниже, чем при кормлении на животных с ограниченной подвижностью. Животных держали в сетчатых клетках над водой, из которой ежесуточно отбирали свежеотпавших клещей. При непрерывном кормлении на мелких грызунов ежесуточно выпускали по 5 личинок, а на крупных — по 20. При кормлении с 20-суточными интервалами на мелких животных выпускали партии из 30—40 личинок, а на крупных — из 100. В каждом опыте учитывали процент напитавшихся личинок, сроки насыщения, вес тела напитавшихся особей и процент перелинявших в нимф. Эти показатели удобны для статистической обработки и наиболее часто используются для оценки врожденной или приобретенной устойчивости хозяев к иксодовым клещам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кормление личинок 3 видов на интактных особях их естественных прокормителей, а также на лабораторных животных не выявило достоверных отличий в весе тела напитавшихся особей и в их способности к линьке в нимф (табл. 1). Сроки питания клещей на разных видах прокормителей были наиболее вариабельными в разных опытах и для разных особей одного вида хозяев. Этот показатель оказался непригодным для количественной оценки противоклещевой резистентности и не был включен нами как неинформативный в соответствующие цифровые табл. 1—3.

Наибольшее влияние видовая принадлежность хозяев при методике свободного выпуска клещей оказала на соотношение между количествами выпущенных голодных и отпавших напитавшихся личинок. На малоподвижных и достаточно крупных морских свинках и кроликах, а также под защитой игл на ежах питание завершали до 40—70 % личинок. Напротив, на высокоподвижных и активно реагирующих на присутствие клещей мышах и полевках питание заканчивали только 10—20 % клещей. Животные реагировали на ползающих по телу клещей еще до начала их присасывания и пытались их стряхивать, счесывать, выкусывать, а дрозды — выклевывать. Подобные оборонительные

Таблица 1

Успешность питания личинок иксодовых клещей на разных хозяевах

A success of feeding of ixodid tick larvae on different hosts

Вид	Количество хозяев в опыте	Количество клещей					Вес тела напитавшихся особей (мг)
		выпущенных на хозяина	напитавшихся на хозяине		перелинявших в нимф		
			абс.	%	абс.	%	
Ixodes persulcatus							
Обыкновенная полевка	10	300	39	13	19	48.7	0.564±0.03
Рыжая полевка	10	300	57	19	23	40.4	0.547±0.01
Лесная мышь	10	300	27	9	11	40.7	0.583±0.01
Дрозд рябинник	6	300	58	19.3	32	55.2	0.567±0.04
Белая мышь	20	600	114	19	62	54.4	0.574±0.01
Морская свинка	6	600	349	58.2	119	34.1	0.509±0.02
Кролик	9	900	574	63.8	243	42.3	0.538±0.05
Hyalomma asiaticum							
Краснохвостая песчанка	5	200	126	22	84	66.7	1.07±0.06
Ушастый еж	6	600	257	42.8	189	73.5	1.19±0.04
Белая мышь	20	600	134	22.3	68	50.7	0.92±0.07
Морская свинка	6	600	217	36.2	93	42.9	0.86±0.09
Кролик	10	1000	689	68.9	403	58.5	0.98±0.07
Dermacentor marginatus							
Обыкновенная полевка	10	300	37	12.3	24	64.8	0.41±0.02
Белая мышь	10	300	51	17	29	56.9	0.37±0.01
Морская свинка	3	300	168	56	111	66.1	0.39±0.02

реакции достигали максимума с началом присасывания клещей и в первые 6—12 ч питания, после чего их интенсивность заметно ослабевала. В большинстве исследований клещей кормили на животных с защитными воротничками или другими приспособлениями, ограничивающими способность хозяев к самоочищению. В результате процент напитавшихся особей заметно повышался, но одновременно сглаживались и различия между разными видами хозяев по этому показателю.

Несколько особняком по способности к прокормлению клещей стояли морские свинки. Несмотря на высокий процент личинок, успешно заканчивающих питание на этих хозяевах, вес их тела и способность к линьке были достоверно меньше, чем после питания на естественных прокормителях. Возможно, что меньшая пищевая ценность морских свинок действительно связана с какими-то особенностями крови этих животных.

Повторные кормления партий личинок *I. persulcatus* и *H. asiaticum* с разрывами в 20 сут между окончанием одного и началом следующего питания клещей стимулировали выработку противоклещевой резистентности у всех видов прокормителей. Уже при 2-м питании наблюдалось небольшое уменьшение процента напитавшихся особей и веса их тела. В то же время способность напитавшихся личинок к линьке в нимф достоверно не менялась. Максимальный уровень противоклещевой резистентности достигался при 3-м кормлении, причем выявились определенные видоспецифические особенности в зависимости от видовой принадлежности хозяев и клещей.

У *I. persulcatus* (табл. 2) наименьший процент напитавшихся особей и вес их тела наблюдались после повторных питаний на морских свинках, затем на рыжих полевках и меньше всего эти показатели снижались на лесных

Таблица 2

Влияние прерывистого и непрерывного кормления личинок *Ixodes persulcatus* на успешность питания

An influence of intermittent and permanent feeding of *Hyalomma asiaticum* larvae on the success of engorging

Кормление	Рыжая полевка					Лесная мышь					Морская свинка				
	Количество клещей				вес тела (мг)	Количество клещей				вес тела (мг)	Количество клещей				вес тела (мг)
	напитавшихся		перелинявших			напитавшихся		перелинявших			напитавшихся		перелинявших		
	абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%	
Прерывистое															
1-е	57	19	23	40.4	0.547±0.01	27	9	11	40.7	0.583±0.01	349	58.2	119	34.1	0.509±0.002
2-е	39	13	18	46.2	0.506±0.02	21	7	13	61.9	0.546±0.03	276	46	81	29.3	0.267±0.05
3-е	11	3.7	4	36.4	0.369±0.05	14	4.7	6	42.9	0.436±0.06	54	9	19	35.2	0.267±0.07
Непрерывное															
4-10-е сутки	9	18	3	33.3	0.569±0.02	10	20	6	60	0.561±0.01	119	39.7	64	53.8	0.516±0.04
11—20-е »	11	22	3	27.3	0.554±0.03	6	12	2	33.3	0.574±0.03	68	19.3	23	39.7	0.511±0.03
21—30-е »	7	14	2	28.6	0.541±0.02	8	16	3	37.5	0.518±0.03	41	13.7	17	41.5	0.486±0.05
31—40-е »	10	20	4	40	0.548±0.04	9	18	5	55.6	0.543±0.05	26	8.7	5	19.2	0.317±0.08

Таблица 3

Влияние прерывистого и непрерывного кормления личинок *Hyalomma asiaticum* на успешность питания

An influence of intermittent and permanent feeding of Hyalomma asiaticum larvae on the success of engorging

Кормление	Краснохвостая песчанка					Ушастый еж					Морская свинка				
	Количество клещей				вес тела (мг)	Количество клещей				вес тела (мг)	Количество клещей				вес тела (мг)
	напитавшихся		перелинявших			напитавшихся		перелинявших			напитавшихся		перелинявших		
	абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%	
Прерывистое															
1-е	126	63	84	66.7	1.07±0.06	257	42.8	189	73.5	1.19±0.04	217	36.2	93	42.9	0.86±0.09
2-е	97	48.5	59	60.8	0.91±0.08	201	33.5	136	67.7	1.02±0.09	142	23.7	43	30	0.85±0.12
3-е	43	21.5	17	39.5	0.62±0.15	82	13.6	23	28.1	0.71±0.11	24	4	0	0	0.42±0.14
Непрерывное															
4—10-е сутки	23	46	19	82.6	1.19±0.03	134	22.3	96	71.6	1.22±0.05	146	24.3	51	34.9	0.98±0.05
11—20-е »	21	42	16	76.2	1.16±0.02	103	17.2	62	60.2	1.23±0.06	103	17.2	34	33	0.91±0.06
21—30-е »	24	48	18	75	1.19±0.04	116	19.3	54	46.6	1.17±0.04	59	9.8	10	16.9	0.71±0.08
31—40-е »	23	46	18	78.3	1.07±0.08	108	18	49	45.4	1.19±0.06	61	10.2	7	11.5	0.63±0.12

мышах. Данные о некотором снижении процента личинок этого вида, перелинявших в нимф, следует оценивать с осторожностью из-за возможности наступления диапаузы или же гибели от посторонних причин. Тем не менее общая тенденция снижения числа перелинявших особей вследствие кормления на резистентных хозяевах не вызывает сомнений в случае морских свинок и полевок, но не обнаруживается у мышей.

У *H. asiaticum* (табл. 3) при 3-м кормлении вес тела снизился на 30—40 % у особей с песчанок и ежей и на 50 % — с морских свинок. Соответственно процент напитавшихся личинок снизился в 3 и 9 раз. Во всех случаях было достоверное снижение процента особей, перелинявших в нимф, а после питания на морских свинках вообще ни одна личинка не смогла завершить линьку, и все они погибли.

При постоянном паразитировании клещей на протяжении 40 сут были обнаружены значительные различия в ответных реакциях на их питание у морских свинок и у их естественных прокормителей. У морских свинок, как и в случае с прерывистым кормлением тех же видов клещей, уже на 10—20-е сутки после начала питания паразитов наблюдалось развитие резистентности. Последняя была несколько слабее, чем при прерывистом кормлении, но все же достоверно ухудшала питание клещей по всем оцениваемым показателям.

У рыжих полевок и лесных мышей при непрерывном паразитировании на них личинок *I. persulcatus* и у краснохвостых песчанок и ушастых ежей — *H. asiaticum* противоклещевая резистентность не была выявлена или же была очень слабой. Процент напитавшихся личинок, вес их тела и способность к линьке в нимф достоверно не отличались для особей, питавшихся в первые и последние 10 сут 40-дневного эксперимента.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Временный паразитизм иксодовых клещей не препятствует питанию многих их видов на разнообразных хозяевах. Значительная часть иксодид имеет по нескольку видов прокормителей, а у некоторых из них списки хозяев включают до 100 и более видов. В числе прокормителей одного вида и даже одной фазы развития могут быть млекопитающие, птицы и рептилии. В многочисленных опытах с лабораторными культурами иксодид для большинства изученных в этом отношении треххозяинных видов не обнаружены жесткие морфологические, биохимические и физиологические барьеры, исключающие возможность нормального питания на необычных хозяевах без последующих нарушений в развитии напитавшихся особей. Многие виды иксодид успешно развиваются при кормлении исключительно на лабораторных животных (кролики, морские свинки, белые мыши и крысы, золотистые хомяки и др.), но у некоторых видов, естественными хозяевами которых служат копытные, были отмечены признаки измельчания и вырождения лабораторных культур.

Результаты кормлений клещей на необычных хозяевах в условиях эксперимента и на их естественных прокормителях в природе неоднозначны. В ряде случаев были обнаружены разные сроки насыщения, различия в весе тела, в яйцевой продуктивности или в способности к линьке. При этом главные природные прокормители по ряду параметров могут уступать второстепенным хозяевам или даже лабораторным животным (Балашов, 1989).

В наших опытах питание личинок *I. persulcatus* и *H. asiaticum* на нескольких видах природных хозяев, а также на белых мышах, морских свинках и кроликах не выявило достоверных различий в весе тела напитавшихся особей и их последующей линьке в нимф. Значительные различия были обнаружены только в проценте особей, которые напитались и отпали с хозяев. По-видимому, естественные хозяева клещей обладают разной способностью к механической самообороне от паразитов. К сожалению, способы и эффективность самоочищения млекопитающих и птиц от иксодовых клещей исследованы для немногих видов (Кучерук и др., 1956; Samuel, 1991), хотя это один из важных механизмов регуляции численности этих паразитов. Как можно судить по нашим опытам, только за счет механического самоочищения интактных хозяев погибает значительная часть голодных и начавших питаться клещей. Несомненно, что у млекопитающих и птиц существуют разнообразные поведенческие реакции стряхивания, слизывания, раздавливания о другие предметы, выгрызания и выклевывания клещей, так что эти паразиты могут успешно питаться лишь на немногих слабо защищенных частях тела хозяев (Балашов, 1982, 1989).

Для прикрепившихся к хозяину клещей успешность питания определяется многими факторами, как например обеспеченностью притоком крови и лимфы к месту прикрепления, соотношением между кровью, лимфой и продуктами лизиса тканей в поглощенной пище, температурой тела хозяина, его физиологическим состоянием. Эти и многие другие трудно учитываемые видоспецифические особенности хозяев могут обусловить их разную ценность как прокормителей клещей. Например, при кормлении личинок *D. reticulatus* на рыжих и обыкновенных полевках процент напитавшихся особей был ниже (35 и 40 %), а сроки насыщения больше (4.6 и 3.8 сут), чем на степных пеструшках и лесных мышах (соответственно 65 и 70 %, 3.5 и 5.2 сут) (Лебедева, Платова, 1984). У личинок этого же вида отмечены различия в сроках насыщения при питании на обыкновенных полевках, ежах и морских свинках (Олсуфьев, 1953), личинок и нимф — на узкочерепных полевках и сусликах (Лебедев, 1957).

Личинки *I. persulcatus*, напитавшиеся на лесных мышах, имели больший вес тела, чем на 3 видах полевок (Лебедева, 1981). У личинок *R. sanguineus* отмечены различия в продолжительности питания на кроликах, белых мышах и ежах (Петрова-Пионтковская, 1947). Достоверные различия в сроках насыщения и массе тела напитавшихся особей отмечены при кормлении личинок и нимф *H. truncatum* на песчанках, кроликах и морских свинках (Le Legades e. a., 1991). У личинок *I. dammini* при кормлении на интактных животных процент напитавшихся особей, масса их тела и процент особей, перелинявших в нимф, был наибольшим для естественных прокормителей — *Peromyscus leucopus* и *Microtus pennsylvanicus* и наименьшим для морской свинки (Davidar e. a., 1989).

Различия в весе тела напитавшихся особей и плодовитости обнаружены и у клещей, собранных в природе с разных видов хозяев. Например, напитавшиеся самки *Amblyomma variegatum, Boophilus geigyi, Hyalomma rufipes*, снятые с крупного рогатого скота в саваннах Нигерии, обладали наибольшим весом тела и максимальной яйцевой продуктивностью, а у самок, напитавшихся на лошадях, указанные показатели были минимальными (Dipeolu, Adeyefa, 1984). Клещи *B. annulatus* на юге США кроме крупного рогатого скота иногда паразитируют на белохвостых оленях. Однако в эксперименте было показано, что после насыщения на оленях вес напитавшихся самок был всегда меньше нормального, они откладывали меньшее количество яиц и последние обладали меньшей жизнеспособностью (Davey, 1990).

Как видно из рассмотренных примеров, на успешность питания иксодовых клещей могут влиять врожденные видоспецифические особенности их прокормителей. Однако в наибольшей степени успешность питания этих паразитов зависит от интенсивности приобретенных иммунных реакций. Многочисленными экспериментами с разными видами клещей и хозяев было установлено развитие гуморального и клеточного иммунитета как ответной реакции на питание этих паразитов. Противоклещевой иммунитет препятствует и в редких случаях даже исключает повторные питания клещей на сенсибилизированных хозяевах. Чаще всего он обнаруживается в снижении по сравнению с контрольными интактными хозяевами массы тела напитавшихся особей, процента напитавшихся от общего числа выпущенных, в удлинении сроков питания, снижении процента особей, перелинявших на следующую фазу развития и в уменьшении яйцевой продуктивности (Wikel, Allen, 1982; Brown, 1985; Wikel, Whelean, 1986).

Развитие противоклещевого иммунитета было исследовано главным образом у белых мышей, морских свинок, кроликов и крупного рогатого скота. Оказалось, что уровень противоклещевой резистентности был отличен при разных видовых комбинациях в системе клещ—хозяин и зависел от количества одновременно питающихся паразитов, промежутков между последовательными питаниями паразитов, физиологического состояния хозяев и многих других факторов. В целом возникновение противоклещевого иммунитета вследствие питания этих паразитов на лабораторных животных является общим правилом и исключения из него редки (Allen, 1989).

Иная картина была обнаружена при питании клещей на их естественных прокормителях — диких животных. У последних далеко не всегда развивалась резистентность к повторным нападениям иксодид и не были обнаружены существенные нарушения в их питании и последующем развитии. В лабораторных экспериментах противоклещевой иммунитет не развивался при повторных питаниях клещей на их обычных природных хозяевах, как например *I. trianguliceps* — на лесных мышах (Randolph, 1979), *I. dammini* — на белоногом хомячке (Davidar e. a., 1989), *I. scapularis* — на хлопковом хомячке и ящерицах (Galbe, Oliver, 1992), *A. hebraeum* и *A. marmoreum* — на диких цесарках (Fielden e. a., 1992). При питании этих же видов клещей на морских свинках и других лабораторных животных у прокормителей развивался типичный комплекс защитных иммунных реакций.

Противоположный результат был получен в опытах с кормлением личинок и нимф *I. ricinus* на рыжих полевках. Однократное питание клещей вызывало у них развитие высокого уровня резистентности, проявлявшегося в значительном снижении процента напитавшихся особей и веса их тела при повторных кормлениях (Лабецкая, 1990). В то же время при паразитировании личинок *I. persulcatus* на рыжих и серых полевках резистентность не развивалась (Лебедева, 1980).

В этих и других экспериментах установлена важная роль в развитии иммунитета количества питающихся клещей, фазы их развития и интервалов между повторными питаниями. Так, по наблюдениям Лабецкой (1990), при одновременном паразитировании на кроликах 200—300 личинок или 25 нимф *I. ricinus* животные приобретали резистентность к последующим питаниям паразитов, а при паразитировании 400 личинок, 100 нимф или 5—10 самок противоклещевой иммунитет не развивался или был очень слабым.

Экстраполяция результатов лабораторных опытов по выработке у животных противоклещевого иммунитета на природные популяции прокормителей иксодид не вполне правомерна. Целью экспериментов в большинстве случаев было получение максимальных уровней резистентности и для этого на животных одновременно кормили большие партии клещей. Повторные кормления клещей начинали не ранее 10—20 сут после окончания предыдущих. В природе, за исключением немногих индивидов, на хозяине одновременно паразитирует небольшое количество паразитов, но при этом заканчивающие питание особи постоянно сменяются вновь присасывающимися. В подобной ситуации трудно совместить бесспорное существование приобретенного противоклещевого иммунитета и одновременно успешного питания этих паразитов на протяжении нескольких недель или даже месяцев на одних и тех же особях хозяев.

В наших опытах мы попытались приблизить условия питания клещей к таковым в их естественных местообитаниях, используя естественных прокормителей, на которых постоянно выпускали небольшое количество новых голодных личинок *I. persulcatus* или *H. asiaticum*. В результате часть клещей уничтожалась хозяином и на его теле одновременно питались не более 3—7 клещей.

На кроликах и морских свинках одновременно питалось до 15—20 клещей, для диких животных подобная численность близка к естественным уровням заклещевленности.

В подобных условиях у рыжих полевок, лесных мышей, краснохвостых песчанок и ушастых ежей противоклещевая резистентность не обнаружена на протяжении всех 40 сут непрерывного питания личинок. У этих же хозяев при прерывистом кормлении партий клещей к 3-му питанию развивался типичный защитный иммунитет. По-иному вели себя необычные хозяева — морские свинки, у которых резистентность возникала и при непрерывном паразитировании клещей.

Можно предположить, что и в природных популяциях прокормителей уровни их противоклещевой резистентности регулируются многими факторами, из которых особенно важны одновременная пораженность клещами, сроки и непрерывность их паразитирования. Питающийся клещ находится в сложном взаимодействии с хозяином. Он постоянно выделяет слюну, которая не только содержит антигены, стимулирующие развитие иммунных реакций, но и иммунодепрессанты, подавляющие или препятствующие развитию иммунитета. Эти иммунодепрессанты эффективны только при питании на определенных видах животных и в первую очередь на главных природных прокормителях (Riberio, 1989). Немногочисленные исследования в природе подкрепляют эту гипотезу. Установлено, что несколько видов полевок и мышей, обитавших в экосистемах с разными плотностями популяций *I. persulcatus* или *I. ricinus*, обладали разной противоклещевой резистентностью (Никитина, Аристова, 1964; Лабецкая, 1990).

Ранее мы обратили внимание на возможность регуляции численности в природных популяциях иксодовых клещей на стадии питания в результате сложных взаимодействий в образуемой ими системе паразит—хозяин (Балашов, 1992). Одним из возможных механизмов подобной регуляции может быть изменение уровня противоклещевой резистентности в зависимости от обилия клещей на хозяевах и длительности «клещевого сезона», установленное для нескольких видов иксодид.

Список литературы

Балашов Ю. С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., 1982. 320 с.

Балашов Ю. С. Пищевые связи иксодовых клещей и их адаптации к обитанию на теле позвоночных животных // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л., 1989. Т. 35. С. 6—29.

Балашов Ю. С. Особенности паразитарной системы иксодовый клещ—позвоночное животное // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 3. С. 185—197.

Кучерук В. В., Нефедова И. Н., Дунаева Т. Н. К вопросу о значении самозащиты мелких млекопитающих от личинок и нимф иксодовых клещей // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 11. С. 1723—1727.

Лабецкая А. Г. Защитные реакции у млекопитающих при паразитировании иксодовых клещей. Минск, 1990. 158 с.

Лебедев А. Д. Экология клеща Demacentor pictus по наблюдениям в Западносибирской лесостепи // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 7. С. 1016—1025.

Лебедева Н. Н. Различия между разными видами мышевидных грызунов в прокормлении личинок иксодовых клещей // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 6. С. 436—440.

Лебедева Н. Н., Платова О. А. Оценка значения некоторых видов мышевидных грызунов как прокормителей клещей Dermacentor pictus // Мед. паразитол. 1984. № 5. С. 70—74.

Никитина Н. А., Аристова В. А. О защитных реакциях к клещам у грызунов // Мед. паразитол. 1964. № 2. С. 141—144.

Олсуфьев Н. Г. К экологии лугового клеща Dermacentor pictus, о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе европейской части РСФСР // Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М. 1953. Т. 8. С. 49—98.

Петрова-Пионтковская С. П. Сравнительные данные по биологии Rhipicephalus sanguineus и R. turanicus в лабораторных условиях // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 2. С. 173—176.

Allen J. R. Immunology of interaction s between ticks and laboratory animals // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 5—13.
Brown S. J. Immunology of acquired resistance to ticks // Parasitology Today. 1985. Vol. 6, N 2. P. 166—171.
Davey R. B. Failure of white—tailed deer, Odocoileus virginianus to sustain a population of cattle ticks Boophilus annulatus through successive gerenations // J. Parasitology. 1990. Vol. 76, N 3. P. 356—359.
Davidar P., Wilson M., Riberio M. C. Differential distribution of immature Ixodes dammini on rodent hosts // J. Parasitology. 1989. Vol. 75, N 6. P. 898—904.
Dipeolu O. O., Adeyefa C. A. O. Studies on ticks of veterinary importance in Nigeria. VIII: Differences observed in the biology of ticks which fed on different domestic animals hosts // Folia Parasitologica. 1984. Vol. 31, N 1. P. 53—61.
Fielden L. J., Rechav Y., Bryson N. R. Acquired immunity to larvae of Amblyomma marmoreum and A. hebraeum by tortoises, guinea-pigs and guinea-fowl // Medical. Veterinary Entomology. 1992. Vol. 6, N 3. P. 251—254.
Galbe J., Oliver J. H. Jr. Immune response of lizards and rodents to larval Ixodes scapularis // J. Med. Entomology. 1992. Vol. 29, N 5. P. 774—783.
Koch H., Hair J. A. The effect of host species on the engorgement, molting success, and molted weight of the Gulf Coast tick, Amblyomma maculatum // J. Med. Entomology. 1975. Vol. 12, N 2. P. 213—219.
Le Lagadec M. D., Els D. A., Rechav Y. The effect of various host species on the larval and nymphal feeding of the tick Hyalomma truncatum // Proc. 8th Entomol. Congr. Bloemfontein, 1991. Pretoria. P. 69.
Randolph S. E. Population regulation in ticks: the role of acquired resistance in natural and unnatural hosts // Parasitology. 1979. Vol. 78, N 1. P. 141—156.
Ribeiro J. M. C. Role of saliva in tick/host interactions // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 15—20.
Samuel W. M. Grooming by moose (Alces alces) infested with the winter tick, Dermacentor albipictus: a mechanism for premature loss of winter hair // Canad. J. Zoology. 1991. Vol. 69, N 11. P. 1255—1260.
Trager W. Acquired immunity to ticks // J. Parasitology. 1939. Vol. 25, N 1. P. 57—81.
Wikel S. K., Allen J. R. Immunology basis of host resistance to ticks // The physiology of ticks. Oxford, 1982. P. 169—196.
Wikel S. K., Whelen A. C. Ixodid-host immune interaction. Identification a and characterization of relevant antigens and tick-induced host immunosuppression // Veterinary Parasitology. 1986. Vol. 20, N 1—3. P. 149—174.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург Поступила 25.05.1993

A SIGNIFICANCE OF THE SPECIES STATUS OF IXODID TICKS AND THIER HOSTS FOR THE DEVELOPMENT OF ANTI-TICK IMMUNITY.

Yu. S. Balashov

Key words: Acquired immunity, host resistance, *Ixodes persulcatus, Hyalomma asiaticum*, larvae.

SUMMARY

Larvae of *Ixodes persulcatus* and *Hyalomma asiaticum* were feeding permanently on hosts attaking them daily by groups ot 5—20 ticks, and also fed by groups of 30—40 and 100 ticks with the interval 20 days. The factor of the host species in the case of 1-st feeding of ticks did not influence significantly on the weight of engorged ticks and also on the percent of larvae, which had finished the feeding and moulted to nymphs. In the cases of 2-nd and 3-rd feedings the significant part of ticks died before the end of feeding, and engorged ticks had less weight and lower capability to moult. The rate of anti-tick resistance of hosts depends upon the species of the host and upon the number of ticks fed up. In the case of permanent feeding of larvae during 40 days the anti-tick resistance was low or completely absent.